

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE ET DE LA PESANTEUR SUR LA MORPHOGENÈSE OU THALLE DE *BACHELOTIA* *ANTILLARUM* (PHÉOPHYCÉE, ECTOCARPACÉE) *

Sanaa SHANAB¹ et Francis MAGNE¹

RÉSUMÉ. — La lumière et la pesanteur agissent sur l'orientation des filaments dressés et rampants du thalle hétérotriche de *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff; les premiers manifestent un phototropisme positif et un géotropisme négatif, tandis que les seconds s'orientent suivant un géotropisme positif et un phototropisme négatif.

ABSTRACT. — Light and gravity affect the orientation of the erect and prostrate filaments of the heterotrichous thallus of *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff; the former exhibit positive phototropism and negative geotropism, while the latter manifest positive geotropism and negative phototropism.

MOTS-CLÉS : lumière directionnelle, gravité, phototropisme, géotropisme, *Bachelotia*, Phaeophyceae.

INTRODUCTION

Bachelotia antillarum (Grunow) Gerloff a une morphologie et une cytologie particulières parmi les autres Phéophycées, comme l'ont bien montré SAUVAGEAU (1896, sous le nom d'*Ectocarpus fulvescens*) et BLOMQUIST (1958, sous le nom de *Pylaiella antillarum*).

On sait, depuis ces travaux, que son thalle hétérotriche se compose de filaments unisériés, les uns rampants, les autres dressés. Les filaments rampants sont ramifiés, à croissance apicale et toujours couchés sur le support. Les filaments dressés au contraire ne se ramifient qu'exceptionnellement; dans les conditions normales, ils croissent toujours perpendiculairement aux filaments rampants qui leur donnent naissance et leur croissance, d'abord apicale, est ensuite intercalaire et limitée à un segment méristématique de position invariable tant que le filament demeure vertical. Dans leurs cellules, les plastes sont regroupés en un ou deux systèmes étoilés, disposition très rare chez les Phéophycées; toutefois, cette disposition n'existe pas dans les initiales des filaments rampants et des jeunes filaments dressés ni dans les cellules du méristème intercalaire en cours de division.

* Cet article a été présenté à la séance du 7 juin 1980 de la Société Phycologique de France.

¹ Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05.

Cette espèce dont la structure est simple et rigoureuse, et dont la culture est aisée, nous a paru être un bon matériel pour la mise en évidence d'un phototropisme et d'un géotropisme éventuels dans le thalle des algues.

La démonstration de l'existence d'un phototropisme chez des algues, faite pour la première fois par BERTHOLD (1882), a été renouvelée depuis à de nombreuses reprises (voir BANBURY, 1959) sur des embryons, des formes filamenteuses (*Acetabularia* : BONOTTO, 1977; *Griffithsia* : L'HARDY-HALOS, 1971; *Mougeotia* : NEUSCHELER-WIRTH, 1970; *Vaucheria* : KATAOKA, 1975) ou parenchymateuses (*Alaria* : BUGGELN, 1974). Dans certains cas favorables, les auteurs ont pu mettre en évidence l'influence positive de certaines radiations, bleues en particulier (DARSIE, 1939; BUGGELN, 1974; KATAOKA, 1975), et certains même déterminer le spectre d'action du phénomène (KATAOKA, 1975). De nombreux autres travaux ont envisagé l'intervention de substances auxiniques (cf. BANBURY, 1959) sans que toutefois aucune preuve décisive de celle-ci ait pu être apportée.

Les travaux relatifs au géotropisme chez les algues sont beaucoup moins nombreux. CHEMIN (1928) semble avoir été le premier à montrer l'existence de ce phénomène, chez des éléments de régénération obtenus après section du thalle d'un certain nombre de Rhodophycées; sa présence a été établie expérimentalement par BUDER (1961) chez les rhizoïdes de *Chara*, ainsi que par L'HARDY-HALOS (1971, p. 431) sur ceux de *Griffithsia flosculosa* et *G. furcellata*.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons utilisé une souche de *Bachelotia*, préparée à partir de matériel récolté dans la région de Roscoff, conservée au Laboratoire de Biologie végétale marine (souche n° 77) et entretenue en milieu ESP de PROVASOLI (1968) à une température de 14°C et en lumière naturelle diffuse.

Les individus soumis aux expériences ont été préparés à partir de boutures constituées de fragments de 4-6 cellules comportant la cellule apicale et prélevées sur des filaments rampants. Ces boutures, déposées chacune sur un support constitué par une lamelle de verre (couvre-objet), sont placées en milieu ESP, à 20°C, selon une photopériode de jours longs, 16 : 8 (16 h d'éclairement par 24 h) sous un éclairage fluorescent (Mazda, type « blanc brillant de luxe ») d'une intensité de $40 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, vertical et dirigé de haut en bas (qui sera dorénavant désigné comme éclairage normal); après 10 à 14 jours, elles sont devenues de jeunes individus formés d'un filament rampant adhérent solidement au support et d'un à trois filaments dressés longs de 1 à 10 cellules environ, qui vont constituer les sujets d'expérience. 15 individus sont soumis à chacune des conditions expérimentales.

Un certain nombre d'artifices techniques ont été employés. Ainsi, pour l'étude du phototropisme, les récipients contenant les sujets ont été entourés complètement d'un cache en papier noir percé d'une fenêtre de 5 x 5 mm placée sur le

trajet de la lumière. D'autre part, la position dans l'espace des sujets, qui adhèrent à leur lamelle-support, a pu être obtenue à volonté, soit en dressant verticalement la lamelle grâce à un petit râtelier en matière plastique transparente dans laquelle on l'insère, soit en retournant celle-ci au-dessus d'un cylindre de verre. Enfin, a été construit un illuminateur à triple source lumineuse permettant à des sujets placés sur une étagère de verre de recevoir le même éclairage d'en haut, d'en bas ou de côté ; ainsi, selon les expériences, on utilise les trois sources, ou seulement deux, ou une seule.

Les expériences qui seront détaillées au fur et à mesure, sont inspirées en grande partie de celles décrites par L'HARDY-HALOS (1971, pp. 428-432). Toutefois, on peut dès maintenant préciser que :

- 1- la lumière employée au cours de toutes les expériences présente - à l'exception de sa direction - les mêmes caractéristiques que celle qui a servi à la préparation des sujets ;
- 2- le dépouillement des expériences sur le phototropisme a lieu immédiatement après la fin des expériences, qui sont d'une durée de 7 jours ;
- 3- dans toutes les expériences sur le géotropisme, les piluliers sont entièrement enveloppés de papier noir durant 7 jours, puis exposés durant 8 jours à l'éclairage normal.

Tous les individus utilisés au cours des expériences ont été soigneusement dessinés à une échelle déterminée à l'aide d'une loupe binoculaire pourvue d'une chambre claire, ceci à l'état de bouture avant l'expérience et après celle-ci, ainsi que, en ce qui concerne la recherche du géotropisme, après la période d'éclairage suivant l'expérience proprement dite.

Les résultats sont déduits de la comparaison des dessins obtenus.

RÉSULTATS

I. Action de la lumière directionnelle

Les sujets mis en expérience sont répartis en trois lots de 15 individus chacun.

Alors que pour l'un des lots (n° 3) les lamelles-supports sont maintenues dans leur position horizontale normale, celles des deux autres lots (n° 1 et n° 2) sont dressées verticalement. En outre les fenêtres pratiquées dans les caches sont situées : à la partie supérieure pour le lot 1, à la partie inférieure pour le lot 2 et latéralement pour le lot 3. Ainsi, quels que soient la direction et le sens de la lumière, les filaments rampants et les filaments dressés de tous les sujets reçoivent la lumière latéralement par rapport à leur position normale initiale (Fig. 1, 2 et 3).

Au terme de l'expérience, la comparaison des dessins obtenus montre que la croissance des filaments dressés et rampants s'est poursuivie à un rythme normal dans toutes les conditions, mais que leur orientation est variable selon ces dernières.

Dans les conditions imposées aux sujets du lot 1, les filaments ont continué à s'accroître : les filaments dressés verticalement vers le haut et les extrémités des filaments rampants, verticalement vers le bas (Fig. 1).

Dans les conditions du lot 2, au contraire du cas précédent, les filaments dressés se sont incurvés et dirigés vers le bas, tandis que les extrémités des filaments rampants se sont accrues vers le haut (Fig. 2).

Dans les conditions du lot 3, les filaments dressés se sont inclinés et dirigés latéralement en direction de la source lumineuse, tandis que les filaments rampants se sont dirigés vers le côté opposé (Fig. 3).

Durant toute la durée de l'expérience, de nouveaux filaments de type dressé se sont formés sur les filaments rampants ; dès leur origine, leur croissance est orientée vers la lumière.

II. Action de la pesanteur

Là encore, des lots de 15 individus sont constitués. Dans l'un (lot 4), les supports sont dressés verticalement comme il vient d'être indiqué ci-dessus pour les lots 1 et 2 de l'expérience précédente.

Dans l'autre (lot 5), les lamelles-supports sont retournées sens dessus dessous sur des anneaux cylindriques en verre reposant sur le fond des récipients ; ainsi les filaments primitivement dressés se trouvent en position pendante, l'apex vers le bas, et les filaments rampants dans des plans horizontaux.

Les sujets des deux lots 4 et 5 sont laissés en expérience durant 7 jours, puis les lamelles-supports sont ramenées dans la position originelle correspondant aux figures 4 et 5 et soumises durant 8 jours à l'éclairage normal, afin de déterminer si les orientations acquises durant la période d'obscurité sont conservées par la suite.

La comparaison des résultats obtenus montre que :

a - pendant la période obscure, la croissance des sujets a continué, mais seulement de façon limitée ; en effet, durant cette période il n'y a pas de néoformation de filaments dressés et d'autre part les filaments de départ ne forment chacun que 2 à 4 cellules nouvelles tandis que, dans les mêmes conditions mais à la lumière, ils s'allongent d'au moins 13 cellules, ainsi que l'ont montré certaines observations au cours du présent travail. En outre, l'examen microscopique a montré que leur contenu est beaucoup plus pauvre en plastes, et beaucoup plus vacuolisé que les cellules formées en conditions normales, cet aspect particulier étant sans doute dû à l'absence de lumière.

En ce qui concerne la direction de croissance des différents éléments, et en dépit du fait que la lenteur de cette croissance ne permet pas d'obtenir des résultats très spectaculaires, on peut constater que durant cette période tous les filaments ont réagi et que, chez tous les sujets, quelle que soit leur position dans

l'espace, les extrémités des filaments rampants se sont dirigées vers le bas, au besoin en s'éloignant du support, tandis que les filaments dressés se sont comportés de façon inverse (Fig. 4C et 5C).

b - après le retour à la lumière, la vitesse de croissance des filaments reprend une valeur normale. Les cellules néoformées au cours de cette période présentent une structure cytologique normale, tandis que celles qui ont été formées au cours de la période obscure conservent pendant tout ce temps leur cytologie particulière. Enfin, les orientations de croissance acquises au cours de la phase obscure précédente sont intégralement conservées.

Au cours de chacune des expériences entreprises, on a pu noter une homogénéité de réponse remarquable des sujets, tous les filaments d'un même type placés dans la même condition se comportant exactement de la même façon.

DISCUSSION

Les résultats rapportés ci-dessus montrent que les filaments constituant le thalle s'orientent par rapport à la direction de la source lumineuse, d'une part, et par rapport à la gravité, d'autre part. Ainsi, les filaments dressés se dirigent à la fois vers la lumière et vers le haut, manifestant de façon indiscutable un phototropisme positif et un géotropisme négatif ; ils sont à ce titre comparables aux tiges des végétaux supérieurs. Les filaments rampants, au contraire, croissent en sens inverse de la direction de la lumière et vers le bas, prouvant ainsi leur phototropisme négatif et leur géotropisme positif ; ils sont donc comparables aux racines des plantes supérieures. Il faut cependant remarquer que, à chaque fois, les modifications d'orientation induites par la lumière sont plus intenses que celles qu'entraîne la pesanteur ; ainsi, on constate, sur la figure 2C, que les manifestations du géotropisme positif des filaments rampants et du géotropisme négatif des filaments dressés sont complètement masquées par celles de leurs réactions phototropiques respectives.

On sait que le phototropisme a été mis en évidence chez d'autres embranchements d'Algues : chez les Chlorophycées (dès BERTHOLD, 1882), les Xanthophycées (KATAOKA, 1975), les Rhodophycées (L'HARDY-HALOS, 1971) ; il semble donc général dans ce groupe. L'existence du géotropisme, en revanche, n'avait jusqu'à ce jour été établie que chez les Rhodophycées (L'HARDY-HALOS, *o.c.*) et les Charophycées, ces dernières présentant, dans les rhizoïdes de *Chara* insensibles à la lumière, un matériel particulièrement favorable à l'expérimentation (SIEVERS et SCHRÖTER, 1971).

Chez les Phéophycées, où le géotropisme ne semble pas avoir été mis en évidence jusqu'à ce jour, on a pensé un moment, avec BANBURY (1959, p. 532-533), que le phototropisme n'existait pas ailleurs que chez l'embryon. Sa mise en évidence, à la fois au niveau des haptères chez *Alaria* par BUGGELN (1974), et chez *Bachelotia* dans le présent travail, montre qu'il existe également chez les Phéophycées complètement développées.

L'étude approfondie de ces phénomènes n'a pas été entreprise encore chez les Algues de ce groupe, ainsi d'ailleurs que chez les Rhodophycées, alors qu'elle est beaucoup plus avancée chez des Chlorophycées et des Xanthophycées. Il conviendra donc de chercher à préciser plusieurs caractéristiques, telles que le temps minimum d'impression nécessaire pour obtenir une réponse, le temps de latence, la nature des radiations actives au cours du phototropisme ainsi que celle du photorécepteur concerné, et aussi l'éventuelle intervention de substances de type auxinique. Ce sera l'objet d'une prochaine publication.

Au cours de cette étude, on n'a pas porté d'attention particulière à l'action de la lumière sur la position des plastides dans les cellules, aucune modification évidente de celle-ci n'ayant été observée ; toutefois, ce point reste à explorer en utilisant des éclaircissements d'une durée plus longue appliquée latéralement à des cellules maintenues dans une position fixe.

REMERCIEMENTS. — Nous exprimons nos très vifs remerciements à Madame L'HARDY-HALOS dont les suggestions ont été très appréciées, et à C. BIDOUX qui a résolu pour nous certaines difficultés techniques.

BIBLIOGRAPHIE

- BANBURY, G.H., 1959. — Phototropism of lower plants. In : *Handbuch der Pflanzenphysiol.*, Ruhland, W., éd., Springer-Verlag, Berlin, 17 : 530-578.
- BERTHOLD, G., 1882. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. *Jahrb. wiss. Bot.*, 13 : 567-717.
- BLINKS, L.R., 1951. — Physiology and biochemistry of algae. In : *Manual of Phycology*, Smith, G.M., éd., Chronica Botanica, Waltham, USA, chap. 14.
- BLOMQUIST, H.L., 1958. — The taxonomy and chromatophores of *Pylaiella antillarum* (Grunow) De Toni. *J. Elisha Mitchell sci. Soc.*, 74 : 25-30.
- BONOTTO, S. et SIRONVAL, C., 1977. — Experimental studies on the phototropism of *Acetabularia mediterranea* and *A. crenulata*, pp. 241-247. In : *Progress in Acetabularia research*, Woodcock, C.L.F.; Academic Press.
- BUDER, J., 1961. — Der Geotropismus der Characeenrhizoide. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 74, 14-23.
- BUGGELN, R.G. — 1974. — Negative phototropism of the haptera of *Alaria esculenta* (Laminariales). *J. Phycol.*, 10 : 80-82.
- CHEMIN, E., 1928. — Multiplication végétative et dissémination chez quelques algues floridées. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, 7 : 5-60.
- DARSIE, M.L., 1939. — Certain aspects of phototropism, growth and polarity in the single celled marine alga *Bryopsis*. Thesis, Stanley University (cité d'après Blinks, 1951).
- KATAOKA, H., 1975. — Phototropism in *Vaucheria geminata*. I. Action spectrum. *Plant Cell Physiol.*, 16 : 427-437.
- L'HARDY-HALOS, M. TH., 1971. — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiacées) et leur morphogénèse. III. Observations et recherches expérimentales sur la polarité cellulaire et pour la hiérarchisation des éléments de la fronde. *Rev. gén. Bot.*, 78 : 407-491.

- NEUSCHELER-WIRTH, H., 1970. — Photomorphogenese und Phototropismus bei *Mougeotia*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 63 : 238-260.
- SAUVAGEAU, C., 1896. — Note sur l'*Ectocarpus* (*Pylaiella*) *fulvescens* Thur. *J. Bot.*, 10 : 165-173 et 181-187.
- SIEVERS, A. et SCHRÖTER, K., 1971. — Versuch einer Kausalanalyse dergeotropischen Reaktionskette im *Chara*-rhizoid. *Planta*, 96, 339-353.

LÉGENDES DES FIGURES

(Sur chacune de ces figures, on lira : A : bouture à l'origine du sujet, observée en plan sur son support. — B : le sujet obtenu après 10 à 14 jours de culture, avant la mise en expérience; il est également observé en plan. — C : le sujet après 7 jours d'expérimentation. — D : le sujet après une exposition supplémentaire à une lumière normale durant 8 jours. Par convention, les cellules constituant la bouture sont figurées en grisé et les filaments dressés - qu'ils soient effectivement en position dressée ou qu'ils aient, au cours d'une expérience, acquis une autre orientation - sont dessinés en traits ponctués, les filaments rampants étant dessinés en traits simples. Les flèches indiquent la direction et le sens de la lumière employée au cours de l'expérience; chaque dessin d'un sujet est accompagné d'un semidiagramme montrant dans l'espace la position dans laquelle il est figuré).

Fig. 1. — exemple d'un sujet éclairé de haut en bas;

Fig. 2. — sujet éclairé de bas en haut;

Fig. 3. — sujet éclairé latéralement;

Fig. 4. — sujet maintenu à l'obscurité totale durant 7 jours, la lamelle-support étant maintenue verticale puis replacée horizontalement et éclairée de haut en bas;

Fig. 5. — sujet maintenu à l'obscurité totale durant 7 jours, la lamelle-support étant maintenue horizontalement mais retournée, puis replacée en position normale et éclairée de haut en bas.

→

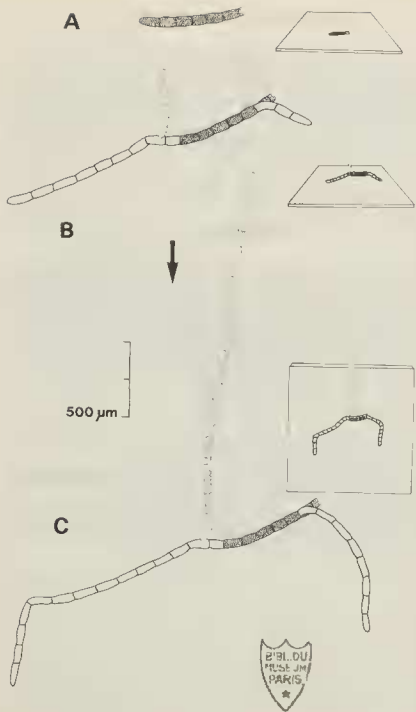


Figure 1.

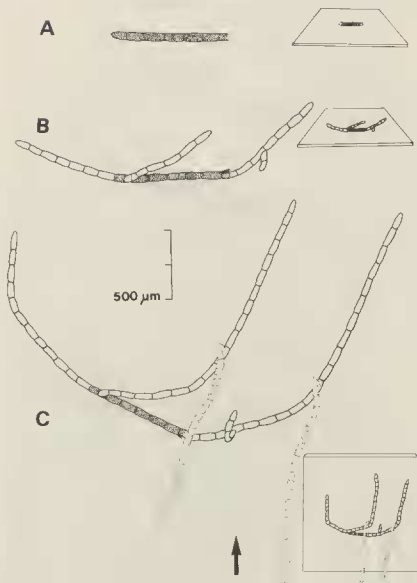


Figure 2.

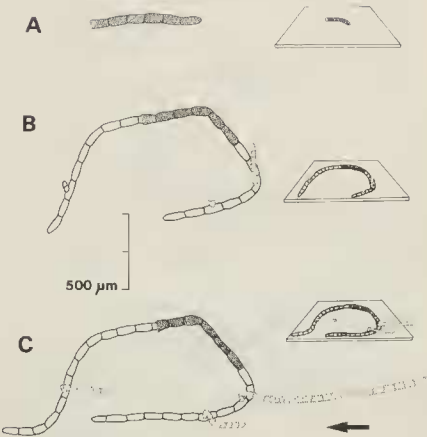


Figure 3.

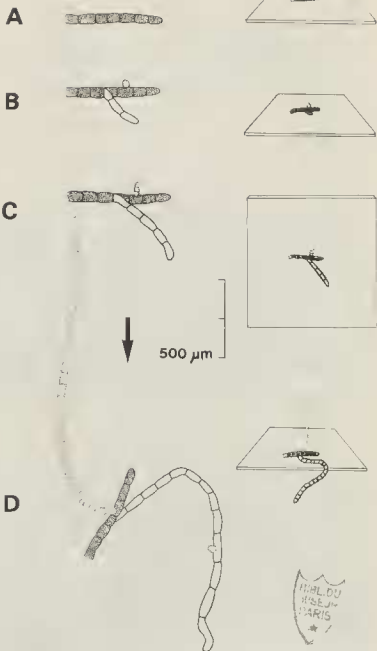


Figure 4.

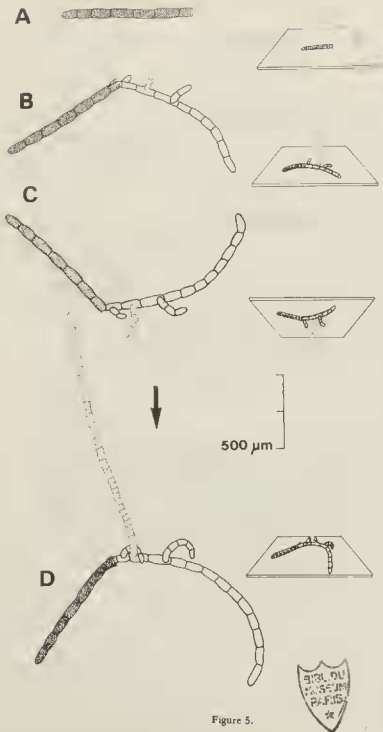


Figure 5.